Pedobiologia 25, 403—412 (1983)

Akademie der Wissenschaften der DDR, Zentralinstitut für Mikrobiologie
und experimentelle Therapie Jena, Abteilung Limnologie

Beziehungen zwischen Produktion, Mortalität und Abundanz terrestrischer Testaceen-Gemeinschaften[1])

WILFRIED SCHÖNBORN

Mit 8 Abbildungen

(Angenommen: 82-11-20)

1. Einleitung

Die Untersuchung der Beziehungen zwischen Abundanz und Produktion von Protozoen-Gemeinschaften ergaben bisher wenig interpretierbare Ergebnisse (SCHÖNBORN 1982). Es blieb daher zu vermuten, daß die Wechselwirkungen zwischen Abundanz und Produktion bei den einzelnen Arten unterschiedlich sind. In der vorliegenden Arbeit wird an Klonen von ausgewählten Testaceenarten eines Mullbodens das Abundanz-Produktions-Verhältnis untersucht. Eine wichtige Steuergröße in diesem Regelkreis ist dabei die Mortalität; sie läßt sich anhand der nach dem Tode der Tiere noch vorhandenen leeren Schalen exakt ermitteln.

Es zeigt sich auch, daß die Abundanzschwankungen zur Beurteilung der Populationsdynamik der Arten nicht genügen. Die Abundanz korreliert mit der Produktion und der Mortalität, die ein sehr unterschiedliches Verhältnis zueinander haben können. Diese Größen sind daher nicht nur zur Berechnung des Stoff- und Energiehaushaltes der Gemeinschaften notwendig, sondern auch für die Analyse der Populationsdynamik.

2. Untersuchungsgebiet und Methodik

Die Untersuchungen wurden in der Zeit von Februar bis Dezember 1981 in einem Laubwald bei Jena (DDR, Thüringen) durchgeführt. Die genaue Beschreibung des Untersuchungsortes und der Humusform (Mull) findet sich bei SCHÖNBORN (1982). Hier ist auch die Methodik beschrieben. Die Produktionskammern wurden mit je 0,01 ml frischen Bodenmaterials beschickt, in dem sich eine registrierte, bestimmte Anzahl von Individuen der vorhandenen Arten befand.

Die Kammern wurden danach 2—3 cm tief in den Boden eingegraben und in einem Abstand von 1—3 Tagen (selten 4 Tagen) kontrolliert. Bei jeder Kontrolle wurden die leeren Schalen registriert und dann entfernt, um unbemerkte Verluste durch Abbau der Schalen zu vermeiden. Bei jeder 2. Kontrolle wurde auch die Abundanz (volle Schalen) erfaßt und für den entsprechenden Zeitraum die Produktion berechnet. Jede neue Exponierung erfolgte mit den nach jeder Kontrolle noch vorhandenen Individuen (SCHÖNBORN 1975).

Das Protoplasma der wenigen in den Experimenten verwendeten Individuen von Arten mit Schalen geringer Durchsichtigkeit (Xenosomenschalen) ließ sich nach einiger Übung auch ohne vorherige Anfärbung erkennen. Besonders gut gelang dies mit Hilfe einer starken Durchleuchtung bei den Schalen von *Centropyxis plagiostoma* (helle Schalen, großes Pseudostom). Individuen der ausgewählten Arten wurden auch isoliert in den Produktionskammern exponiert, um den wechselseitigen Einfluß der Arten auf den Produktionsverlauf zu ermitteln.

Die Auswahl der für die Untersuchung der Produktion-Mortalität-Abundanz- (PMA-) Beziehungen ausgewählten Arten erfolgte nach verschiedenen Gesichtspunkten:

(1) *Centropyxis plagiostoma*. Eine für Mull typische Art. Die Schalen (aus Xenosomen bestehend) sind auch ohne Anfärbung des Plasmainhaltes relativ durchsichtig.
(2) *Trinema complanatum*. Eine häufige terrikole Art.
(3) *Trinema enchelys*. Eine in hoher Dichte vorkommende ubiquistische Art.

---

[1]) Herrn Prof. Dr. J. O. HÜSING zum 70. Geburtstag gewidmet. Beitrag der Arbeitstagung „Indikationsbedeutung der Bodenfauna" (Cordobang/Thüringen, 22.—25. März 1982); organisiert von W. DUNGER, Görlitz.

(4) *Euglypha ciliata*. Eine Art, von der man häufig Leerschalen im Boden findet, die aber in geringer Dichte vorkommt. Sie dominiert in aquatischen Protozoen-Gemeinschaften.
(5) *Corythion dubium* und *C. pulchellum*. Für Moder und Rohhumus typische Arten, die selten im Mull vorkommen.
(6) *Trigonopyxis microstoma*. Eine stets nur sporadisch auftretende Art.
(7) *Cyclopyxis kahli*. Eine häufige terrikole Art, die im untersuchten Mull jedoch relativ selten war.

Für jede der ausgewählten Arten wurden etwa 8 Produktionskammern exponiert. Nur 30 bis 50% der exponierten Kammern brachten interpretierbare Ergebnisse. Die Ursache der häufigsten Mißerfolge waren das Absterben aller oder der meisten eingezählten Individuen und das Verharren der Tiere in einem präzystierten Zustand. Die Ursachen blieben aber oft ungeklärt. In einigen Fällen z. B. war deutlich, daß sich der in die Kammern als Suspension eingegebene Boden zu fest ablagerte. Dies ließ sich weitgehend durch Eingaben einiger größerer Bodenpartikel verhindern. Durch Exponierung größerer Bodenvolumina vermeidet man diese Mißerfolge, vermindert aber auch die Exaktheit der Auszählung. Die in den Kammern eingegebene Zahl an Individuen entsprach etwa der Dichte zum Zeitpunkt der Exponierung. Für die aus mehreren (n) Befunden errechneten mittleren Generationszeiten ($\overline{T}$) in Tagen wurden auch die Variabilitätskoeffizienten (V) errechnet:

$$\left(V = \frac{\sum x^2 - n\bar{x}^2}{n}\right).$$

3. Ergebnisse

3.1. Die PMA-Typen

3.1.0. Allgemeines

Die Ergebnisse sind in den Abbildungen 1—6 dargestellt. Sie zeigen, daß die PMA-Beziehungen bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich sind. Interessant ist, daß sich diese Beziehungen in dem Verhältnis von vollen zu leeren Schalen (dem Schalen-Status) in den Proben widerspiegeln. Es lassen sich deutliche PMA-Typen unterscheiden, die im folgenden beschrieben werden sollen.

3.1.1. (A) Optimaler Typ (Abb. 1)

Beispiel: *Trinema complanatum*

Schalen-Status: Nach dem Erscheinen vieler lebender Tiere setzt eine Absterbephase ein. Volle und leere Schalen werden nacheinander gefunden.

PMA: Mit Erreichen einer bestimmten Dichte werden die Teilungen eingestellt. Die Tiere können jetzt bis zu 12 Tagen leben, ohne sich zu teilen; danach setzt das Absterben ein. Die Abundanz ist sehr hoch, die Produktion gering. Die Mortalität ist während der stagnierenden Phase ebenfalls gering, anschließend sehr hoch.

Generationszeiten: In der Wachstumsphase beträgt die Generationszeit 2 Tage. Danach können die Tiere bis zu 12 Tage am Leben bleiben, bevor sie absterben. Nicht alle Tiere sterben ab. Einige teilen sich nach dieser Zeit erneut und können dann neue Entfaltungsphasen begründen.

Vorkommen: Die Art ist in allen Humusböden verbreitet, kommt aber auch häufig in terrestrischen Moosen vor. Am Untersuchungsort trat sie in den Monaten I—IV und VIII—X auf. Zur Zeit der Exponierung hatte die Art ein Massenauftreten, in der übrigen Zeit fehlte sie oder trat nur in geringer Dichte auf, so daß Wiederholungen des Versuches (auch mit isolierten Individuen) nicht möglich waren.

Exponierung: Mit den Begleitarten *Trinema enchelys*, *T. lineare*, *Centropyxis aërophila var. sphagnicola*, *Tracheleuglypha acolla* und *Phryganella acropodia*.

3.1.2. (B) Produktiver Typ (Abb. 2)

Beispiele: *Trinema enchelys*, vermutlich (nach dem Schalen-Status) gehören außerdem zu diesem Typ: *Trinema lineare*, *Centropyxis aërophila var. sphagnicola*, *Phryganella acropodia*.

Schalen-Status: Viele volle und leere Schalen wurden nebeneinander gefunden.

PMA: Produktion, Mortalität und Abundanz sind sehr hoch. Die hohe Mortalität hält die Art in der Wachstumsphase. Es ist ein sehr produktiver Typ. Die Produktion beträgt ein Vielfaches der des optimalen Typs.

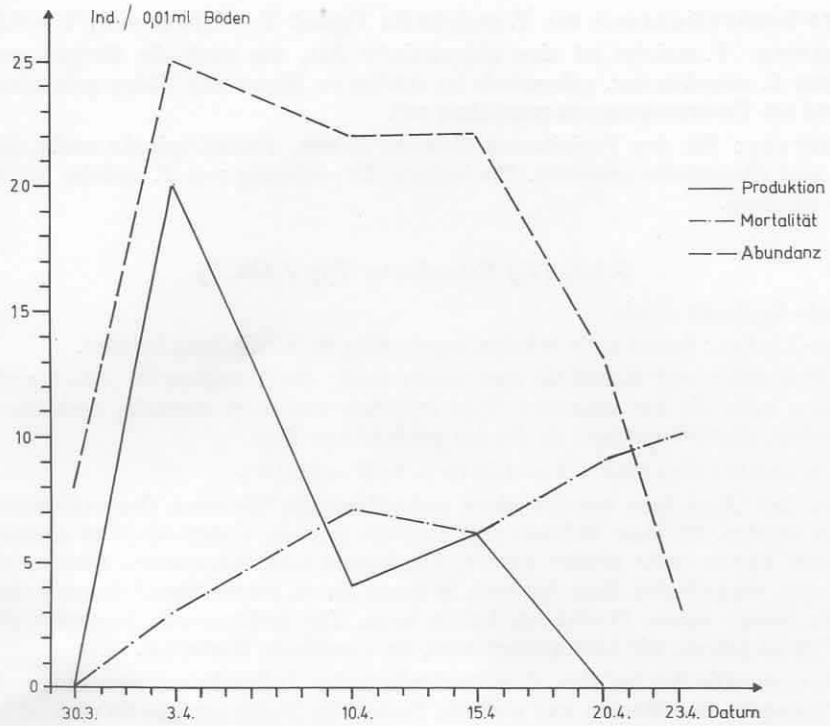

Abb. 1. PMA-Beziehungen bei *Trinema complanatum*.
PMA-relationships in *Trinema complanatum*.

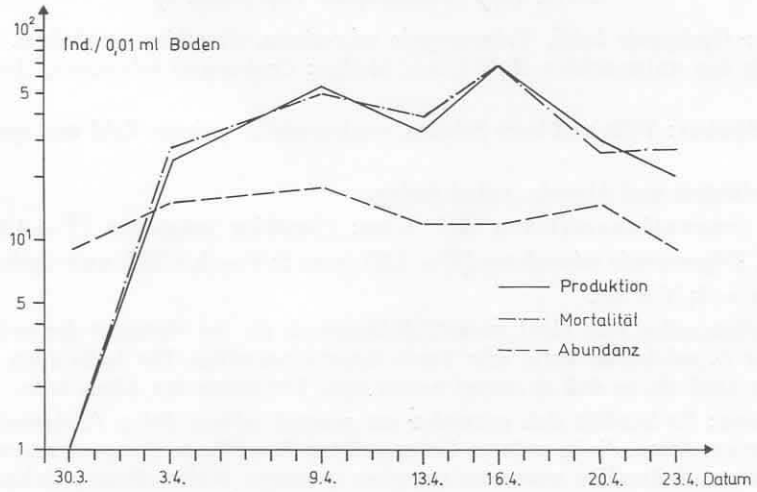

Abb. 2. PMA-Beziehungen bei *Trinema enchelys*.
PMA-relationships in *Trinema enchelys*.

Mittlere Generationszeit von *T. enchelys* (in Tagen): $\overline{T} = 1{,}70$ ($n = 5$; $V = 0{,}5176$).

Vorkommen: *T. enchelys* ist eine ubiquistische Art, wie auch die übrigen genannten Arten; nur *C. aërophila var. sphagnicola* ist stärker an Moose und Böden gebunden. *T. enchelys* trat am Untersuchungsort ganzjährig auf.

Exponierung: Mit den Begleitarten *Trinema lineare*, *Tracheleuglypha acolla*, *Euglypha rotunda* und *Phryganella acropodia*. Die isolierte Exponierung von *T. enchelys* brachte kein anderes Ergebnis.

3.1.3. (C) Retardierter Typ (Abb. 3)

Beispiel: *Euglypha ciliata*

Schalen-Status: Selten volle Schalen, regelmäßig bis häufig leere Schalen.

PMA: Produktion und Mortalität sind relativ hoch; die Abundanz ist jedoch gering. Die Produktion kann die des optimalen Typs erreichen und möglicherweise noch übertreffen. Sie ist jedoch deutlich geringer als die des produktiven Typs.

Mittlere Generationszeit: $\overline{T} = 1{,}70$ ($n = 6$; $V = 0{,}116\cdot$).

Dies sind (mit Ausnahme von *Corythion pulchellum*) die kürzesten Generationszeiten, die gemessen wurden. Ob diese Befunde repräsentativ oder die Unterschiede zu anderen signifikant sind, konnte nicht geklärt werden. Die kurzen Generationszeiten könnten einer der Gründe sein, weshalb sich diese Art noch in einem für sie schwer besiedelbaren Lebensraum mit einer relativ hohen Produktion halten kann. Die bestimmende Steuerungsgröße für diesen Typ ist jedoch, wie noch gezeigt wird, die spezifische Mortalität.

Vorkommen: Die Art hat ihre Hauptverbreitung im Aufwuchs auf aquatischen Substraten, in Sphagnen und Moosen und nicht im Boden. Im Boden erreicht sie nirgend hohe Besatzdichten (Bonnet & Thomas 1960); am Untersuchungsort trat sie ganzjährig oder doch längere Zeit im Jahr auf.

Exponierung: Mit den Begleitarten *Phryganella acropodia*, *Centropyxis plagiostoma* und *C. aërophila var. sphagnicola* (Abb. 3A). Das Ergebnis der isolierten Exponierung ist in Abbildung 3B dargestellt; es unterscheidet sich nicht deutlich von dem der Exponierung mit den Begleitarten.

3.1.4. (D) Sporadischer Typ (Abb. 4)

Beispiele: *Cyclopyxis kahli*, *Trigonopyxis microstoma*, *Corythion pulchellum*. Vermutlich gehören (für den untersuchten Mull) ferner hierher: *Centropyxis orbicularis*, *Assulina muscorum*.

Schalen-Status: Volle und leere Schalen werden nur in geringer Zahl und sporadisch gefunden.

PMA: Produktion und Abundanz sind gering.

Mittlere Generationszeit von drei Arten: *Corythion pulchellum* [$\overline{T} = 1{,}33$. ($n = 3$; $V = 0{,}2\cdot$)], *Trigonopyxis microstoma* [$\overline{T} = 2{,}25$ ($n = 2$; $V = 0{,}5625$)] und *Cyclopyxis kahli* [$\overline{T} = 2{,}0$ ($n = 3$; $V = 0$)].

Die Generationszeiten sind nicht wesentlich länger als die der Vertreter der anderen PMA-Typen. Nur *C. pulchellum* hatte sehr kurze Generationszeiten. Die Individuen starben jedoch sehr schnell ab, so daß es immer wieder zum Verlöschen der Klone kam.

Vorkommen: Es handelt sich entweder um generell seltene Arten *(Trigonopyxis microstoma)* oder um Arten, die in anderen Lebensstätten ihren Verbreitungsschwerpunkt haben. *C. pulchellum* und *Assulina muscorum* erreichen in sauren Böden (Moder, Rohhumus) hohe Populations-Dichten. *Cyclopyxis kahli* und *Centropyxis orbicularis* kommen zwar in allen Humusböden vor, scheinen aber ebenfalls mehr in sauren Humusarten verbreitet zu sein. Im untersuchten Mull traten sie sehr sporadisch auf.

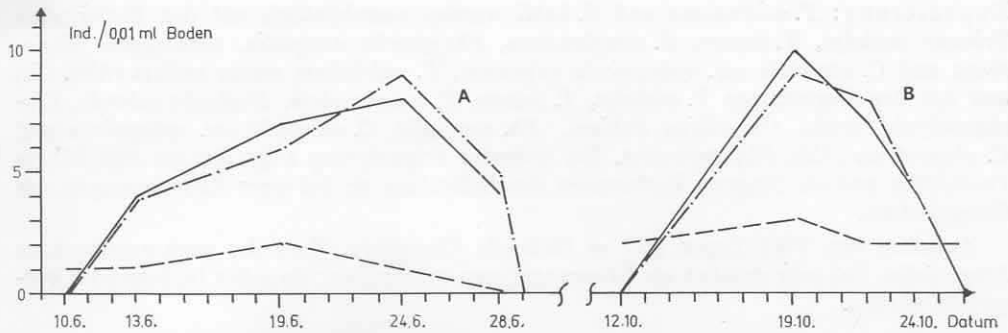

Abb. 3. PMA-Beziehungen bei *Euglypha ciliata*. A: Mit Begleitarten. B: Isoliert (Kurven s. Abb. 1).
PMA-relationships in *Euglypha ciliata*. A: Accompanied with the other species in the chambers. B: Isolated exposure (curves s. Fig. 1).

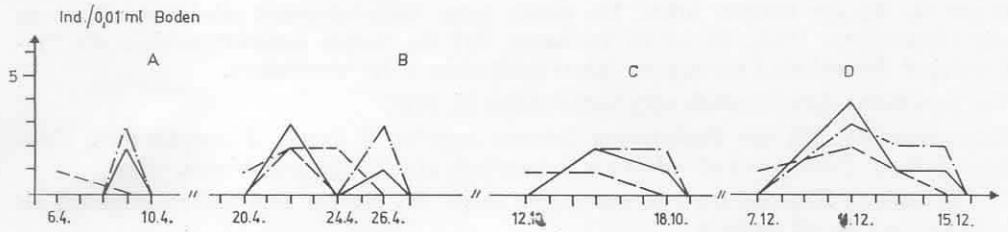

Abb. 4. PMA-Beziehungen bei sporadisch auftretenden Arten. A: *Corythion pulchellum*, mit Begleitarten. B: *C. pulchellum*, isoliert. C: *Trigonopyxis microstoma*. D: *Cyclopyxis kahli* (Kurven s. Abb. 1).
PMA-relationships in sporadic appeared species. A: *Corythion pulchellum*, with accompanied species. B: *C. pulchellum*, isolated exposure. C: *Trigonopyxis microstoma*. D: *Cyclopyxis kahli* (curves s. Fig. 1).

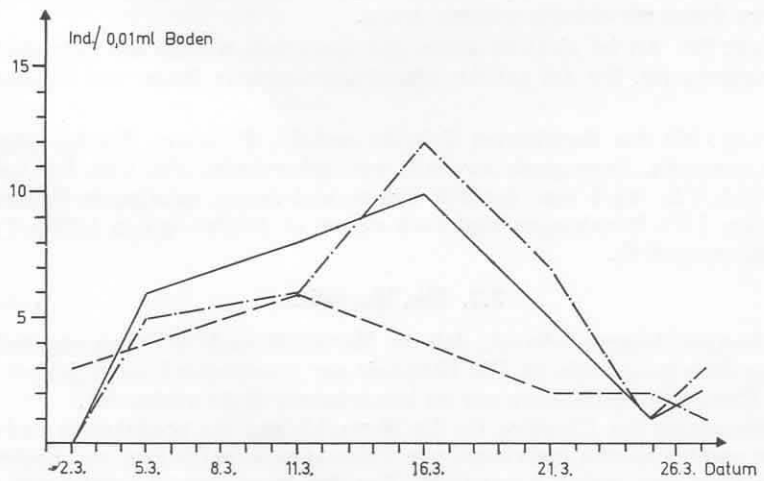

Abb. 5. PMA-Beziehungen bei *Centropyxis plagiostoma* (Kurven s. Abb. 1).
PMA-relationships in *Centropyxis plagiostoma* (curves s. Fig. 1).

Exponierung: *T. microstoma* und *C. kahli* wurden ausschließlich mit den Begleitarten *Trinema enchelys*, *T. lineare*, *T. complanatum*, *Phryganella acropodia*, *Centropyxis plagiostoma* und *C. aërophila var. sphagnicola* exponiert. *C. pulchellum* wurde isoliert (Abb. 4B) und mit den Begleitarten *T. enchelys*, *T. lineare*, *T. complanatum*, *Euglypha rotunda*, *Tracheleuglypha acolla*, *Corynthion dubium*, *Ph. acropodia*, *C. aërophila var. sphagnicola* und *C. plagiostoma* (Abb. 4A) exponiert. Bei isolierter Exponierung zeigt die Art eine höhere Produktion und ein längeres Vorkommen der Individuen als bei einer Exponierung in der Gemeinschaft.

Zwischen den PMA-Typen gibt es fließende Übergänge. Zwei der noch untersuchten Arten ließen sich sehr deutlich als Übergangstypen beschreiben; sie sollen im folgenden vorgestellt werden.

3.1.5. B-C-Übergangstyp (zwischen produktivem und retardiertem Typ; Abb. 5)

Beispiel: *Centropyxis plagiostoma*

PMA: Die Abundanz ist deutlich höher als beim retardierten Typ, erreicht aber nicht die Werte des produktiven Typs. Die Produktion ist der des retardierten Typs vergleichbar.

Mittlere Generationszeit: $\overline{T} = 3{,}12$ ($n = 4$; $V = 1{,}296875$). Die Generationszeiten sind länger als die der übrigen Arten. Die relativ lange Generationszeit scheint spezifisch zu sein (Schönborn 1982). Es ist zu vermuten, daß die langen Generationszeiten die Produktivität der während des ganzen Jahres auffindbaren Art vermindern.

Vorkommen: Ausschließlich oder vornehmlich im Mull.

Exponierung: Mit den Begleitarten *Trinema enchelys*, *T. lineare*, *T. complanatum*, *Corythion dubium*, *Centropyxis aërophila var. sphagnicola* und *Plagiopyxis minuta*.

Die isolierte Exponierung von Individuen dieser Art brachte kein anderes Ergebnis als in Gemeinschaft mit anderen.

3.1.6. C-D-Übergangstyp (zwischen retardiertem und sporadischem Typ; Abb. 6)

Beispiel: *Corythion dubium*

PMA: Die Abundanz entspricht der des sporadischen Typs, die Produktion jedoch der des retardierten Typs. Die Klone sterben auch nicht so schnell ab wie die des sporadischen Typs.

Mittlere Generationszeit: $\overline{T} = 1{,}72$ ($n = 5$; $V = 0{,}4176$). Die Werte unterscheiden sich nicht von denen der meisten anderen Arten.

Vorkommen: Die Art ist nicht so selten und sporadisch wie die des sporadischen Typs, sie tritt ganzjährig auf. Die Art hat ihre Hauptverbreitung in Moder und Rohhumus sowie in Moosen.

Exponierung: Mit den Begleitarten *Trinema enchelys*, *T. lineare*, *Tracheleuglypha acolla*, *Phryganella acropodia*, *Centropyxis aërophila var. sphagnicola* (Abb. 6B). Die isolierte Exponierung (Abb. 6A) ergab eine deutlich höhere und länger anhaltende Produktion.
Die ermittelten PMA-Beziehungen sind noch einmal in Abbildung 7 in 4 PMA-Typen schematisch zusammengefaßt.

3.2. Die Mortalität

Es ist schon seit langem bekannt, daß die Mortalität auch in Protozoengemeinschaften eine wichtige Steuerungsgröße ist. Die Fähigkeit zur potentiellen Unsterblichkeit ist in den natürlichen Protozoenpopulationen nur im beschränkten Maße vorhanden.

Zur Untersuchung der Ursachen für die Herausbildung des produktiven und des retardierten Typs wurden einzeln Individuen von *Trinema enchelys* (B-Typ) und *Euglypha ciliata* (C-Typ) exponiert und täglich kontrolliert. Von den insgesamt 10 angesetzten Versuchen kam es in 4 Fällen zu einem sofortigen Absterben der exponierten Individuen, in 6 Fällen kam es für beide Vertreter (4mal bei *Euglypha ciliata*, 2mal bei *Trinema enchelys*) zu über-

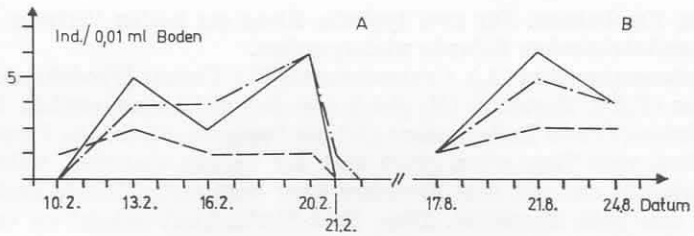

Abb. 6. PMA-Beziehungen bei *Corythion dubium*. A: Isoliert. B: Mit Begleitarten (Kurven s. Abb. 1).
PMA-relationships in *Corythion dubium*. A: Isolated exposure. B: With accompanied species (curves s. Fig. 1).

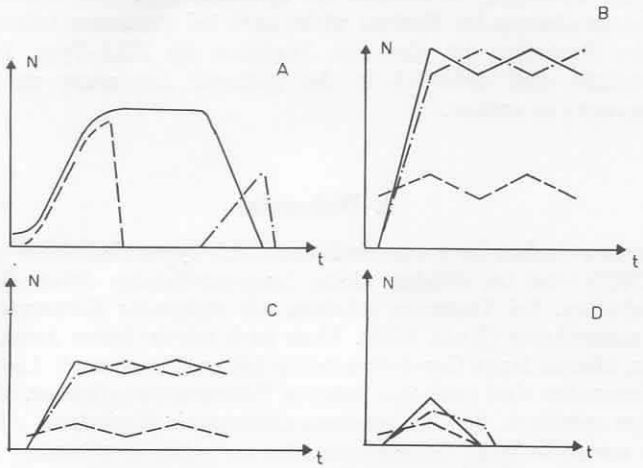

Abb. 7. Die PMA-Typen, schematisiert. A: Optimaler Typ. B: Produktiver Typ. C: Retardierter Typ. D: Sporadischer Typ (Kurven s. Abb. 1).
The PMA-types, schematic. A: Optimal type. B: Productive type. C: Retardative type. D: Sporadic type (curves s. Fig. 1).

$A_0 = 1$
$A_t = 2$
$P = 7$
$M = (6) = 85{,}7\,\%$
$G = 6$
$\frac{P}{\bar{A}} = \frac{7}{1{,}3} = 5{,}38$

$A_0 = 1$
$A_t = 6$
$P = 28$
$M = (23) = 82{,}1\,\%$
$G = 6$
$\frac{P}{\bar{A}} = \frac{28}{4{,}9} = 5{,}71$

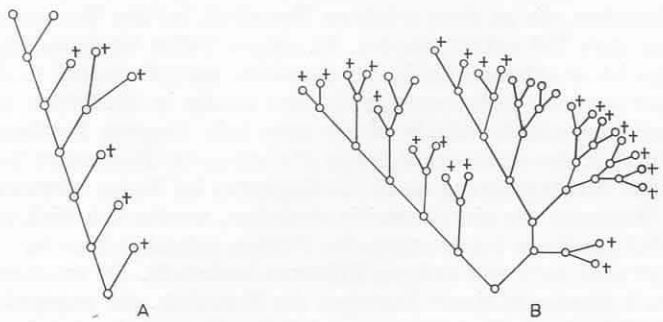

Abb. 8. Klone von *Euglypha ciliata* (A: Retardierter Typ) und *Trinema enchelys* (B: Produktiver Typ) in Produktionskammern. ○ = lebende Tiere; + = abgestorbene Tiere (leere Schalen). Symbole s. Text.
Clones in *Euglypha ciliata* (A: Retardative type) and *Trinema enchelys* (B: Productive Type) in the production chambers. ○ = live animals; + = dead animals (empty shells). Symbols s. text.

einstimmenden Ergebnissen. Für zwei typische Klone der beiden Vertreter sind in Abbildung 8 die charakteristischen Befunde wiedergegeben.

Obwohl Anfangsabundanz (A_0), Generationszahl (G), Umsatz [Produktion: durchschnittliche Abundanz ($P/\bar{A}$)], Mortalität (M) gleich oder fast gleich sind, erreicht *T. enchelys* eine höhere Produktion (P) und Endabundanz (A_t) als *Euglypha ciliata*. Die Ursache liegt darin, daß bei *E. ciliata* viele Tiere schon gleich nach der Teilung absterben, während bei *T. enchelys* die Mortalität erst mit dem Erreichen einer bestimmten Dichte deutlich zunimmt. *E. ciliata* hat eine hohe Mortalität. Diese Früh-Sterblichkeit scheint zu verhindern, daß diese Art zum produktiven Typ gehört.

Die Zunahme der vorzeitigen Mortalität ist für den sporadischen Typ charakteristisch. Kommt es mit dem Erreichen einer bestimmten Dichte nicht zum Absterben, sondern nur zur Einstellung der Teilungen, so entsteht der optimale Typ. Eine erhöhte Konzentration an Stoffwechselendprodukten im Medium wirkt auch bei Protozoen teilungshemmend. Die Langlebigkeit der Protozoen ist also eine Funktion des PMA-Typs. Die Ursachen der vorzeitigen Mortalität sind sicherlich in der geringen Anpassung an den Lebensraum und seine Bedingungen zu suchen.

4. Diskussion

Die Beziehungen zwischen Generationszeit und PMA-Typen sind bisher ungenau bekannt. Nach Taylor (1978) sind bei Ziliaten kleine langsamwüchsige Arten die dominierenden in den Gemeinschaften. Bei Testaceen scheinen mit steigender Körpergröße auch die Generationszeiten zuzunehmen (Heal 1964). Doch auch relativ kleine Arten, wie z. B. *Phryganella acropodia*, können lange Generationszeiten haben (Foissner & Adam 1981).

Die Generationszeiten sind zwar von äußeren Faktoren beeinflußbar, aber sie sind auch mehr oder weniger spezifisch. So z. B. scheinen *Centropyxis plagiostoma*, *Plagiopyxis minuta* und *Phryganella acropodia* lange Generationszeiten zu haben (Schönborn 1982). Diese spezifischen Generationszeiten können einen Einfluß auf die PMA-Typen-Zugehörigkeit nehmen. Die lange Generationszeit von *C. plagiostoma* verhindert vermutlich ihre Zugehörigkeit zum optimalen oder produktiven Typ, obwohl sie eine „mulltypische" Art ist. Nach den wenigen vorliegenden Ergebnissen gehören zum optimalen Typ stark an den Boden gebundene Arten, zum produktiven Typ ubiquistische Arten, die relativ schnellwüchsig sind und zu den beiden anderen PMA-Typen Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in anderen Lebensräumen haben. In Mullböden scheinen nach dem bekannten Schalen-Status allerdings wenig Vertreter des optimalen Typs vorzukommen. Auch ist nicht geklärt, ob jede Art immer demselben Typ angehört oder ob die Zugehörigkeit auch innerhalb desselben Bodens wechseln kann.

Die vorliegenden Untersuchungen weisen aus, daß die Typ-Zugehörigkeit weniger von den Generationszeiten (oder Wachstumsraten) als vielmehr von der spezifischen Mortalität abhängt. Die Ursachen, die zu einer erhöhten Mortalität bei den Testaceen im Boden führen, konnten nur zum Teil geklärt werden. In einigen Fällen ist es ein Dichte-Effekt. Bei *Trinema enchelys* ist er intraspezifisch, bei *Corythion pulchellum* und *C. dubium* interspezifisch. Moderbewohnende Testaceenarten dringen häufig in Mullböden ein. Die im Mull vorhandene Besiedlungsdichte erlaubt ihnen aber kein längeres Fortbestehen. Die vorzeitige Mortalität, d. h. das dichteunabhängige Absterben der Tiere schon bald nach der Teilung, muß als eine Nichtanpassung an die Bedingungen im Boden verstanden werden. Populationen von Mutanten, die nicht vorzeitig absterben, werden sicherlich von der Selektion begünstigt, so daß aus ihnen besser angepaßte Formen entstehen können.

Die Mortalität wird auch von äußeren Faktoren beeinflußt. Bei zunehmender Austrocknung des Bodens kommt es zu einem Ansteigen der Mortalität. Gut angepaßte Arten können jedoch die Mortalität durch Enzystierung und Präzystierung einschränken. So findet man dann auch von *Trinema complanatum* häufig diese Dauerstadien, seltener von *Euglypha ciliata*.

Bei diesen Untersuchungen unberücksichtigt blieb der Einfluß von Prädatoren. Er wird für die Bodentestaceen im allgemeinen als unerheblich eingeschätzt (LOUSIER & PARKINSON 1981), doch fehlen bisher spezielle Untersuchungen.

Nach Kenntnis der dargelegten Zusammenhänge lassen sich bereits mit Hilfe des leicht zu ermittelnden Schalen-Status Aussagen über die ökologisch wichtigen Beziehungen zwischen Produktion, Mortalität und Abundanz machen. Auch läßt sich nun der Einfluß der spezifischen Mortalität abschätzen, der entscheidend für die Häufigkeit einer Protozoenart im Boden sein kann und den Einfluß verschiedener ökologischer und anthropogener Faktoren widerspiegeln kann. Dem Schalen-Status kommt also eine Indikationsbedeutung zu, wenn es gilt, Veränderungen in Testaceen-Gemeinschaften kausal zu erfassen. Hier bieten sich Möglichkeiten einer gezielten Untersuchung von Testaceen im Rahmen der Indikationsforschung an, da man bei anderen Tieren, die keine leeren Schalen hinterlassen, die PMA-Beziehungen nicht so schnell überblicken kann.

5. Zusammenfassung

In einem Mullboden in der Umgebung von Jena (DDR, Thüringen) wurden die Beziehungen zwischen Produktion, Mortalität und Abundanz untersucht. Die Untersuchungen erfolgten mit Hilfe von im Boden exponierten Produktionskammern. Es ließen sich 4 Produktion-Mortalität-Abundanz-(PMA-) Typen nachweisen:

(A) Optimaler Typ: Nach Erreichen einer bestimmten Dichte werden die Teilungen eingestellt. Das ergibt eine sehr hohe Abundanz bei geringer Produktion und relativer Langlebigkeit der Individuen. Nach einer bestimmten Zeit stirbt ein großer Teil der Individuen ab.

(B) Produktiver Typ: Produktion, Mortalität und Abundanz sind hoch.

(C) Retardierter Typ: Produktion und Mortalität sind noch relativ hoch, die Abundanz ist gering.

(D) Sporadischer Typ: Produktion und Abundanz sind gering. Schnelles Verlöschen der Klone.

Zwischen den vier Typen gibt es Übergänge. Zwei der Übergangstypen wurden dargestellt (B—C und C—D).

Die Zugehörigkeit zu einem PMA-Typ wird im wesentlichen durch die Mortalität bestimmt. Bereits aus dem Verhältnis von vollen zu leeren Schalen in den Proben (dem Schalen-Status) kann man auf die Typenzugehörigkeit der Arten schließen. Von Typ A zu C nimmt die Mortalität zu, von Typ C zu D besonders die vorzeitige Mortalität (≙ dem dichteunabhängigen Absterben schon bald nach der Teilung).

Eine der exogenen Ursachen der Mortalitätist der Dichte-Effekt; bei *Trinema enchelys* ist er intraspezifisch, bei *Corythion dubium* und *C. pulchellum* interspezifisch. Der Besiedlungsdruck der Mikrofauna im Mull kann eine Besiedlung durch moderbewohnende Arten verhindern. Über die Konstanz der Typenzugehörigkeit der Art kann nichts ausgesagt werden. Der Schalen-Status eignet sich als aussagefähiger Indikator bei Veränderungen in den terrestrischen Testaceen-Gemeinschaften.

6. Literatur

BONNET, L., & R. THOMAS, 1960. Thécamoebiens du sol. Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénèes-Orientales **5**, 103 pp. (Paris). Suppléments à «Vie et Milieu» **11** (4).

FOISSNER, W., & H. ADAM, 1981. Die Gemeinschaftsstruktur und Produktion der terricolen Testaceen (Protozoa, Rhizopoda) in einigen Böden der Österreichischen Zentralalpen (Hohe Tauern, Glocknergebiet). Veröffentlichungen des Österreichischen MAB-Hochgebirgsprogramms, Hohe Tauern, **4**, 53—78.

HEAL, O. W., 1964. Observations on the seasonal and spatial distribution of Testacea (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum*. J. Anim. Ecol. **33**, 395—412.

LOUSIER, J. D., & D. PARKINSON, 1981. The disappearance of the empty tests of litter- and soil-testate Amoebae (Testacea, Rhizopoda, Protozoa). Arch. Protistenk. **124**, 312—336.

SCHÖNBORN, W., 1975. Ermittlung der Jahresproduktion von Boden-Protozoen. I. Euglyphidae (Rhizopoda, Testacea). Pedobiologia **15**, 415—424.

— 1982. Estimation of annual production of Testacea (Protozoa) in mull and moder (II). Pedobiologia **23**, 383—393.

TAYLOR, W. D., 1978. Maximum Growth Rate, Size and Commonness in a Community of Bacteriovorous Ciliates. Oecologia (Berl.) **36**, 263—272.

Anschrift des Autors: Dr. habil. WILFRIED SCHÖNBORN, Zentralinstitut für Mikrobiologie und experimentelle Therapie, DDR - 6900 Jena, Beutenbergstraße 11.

Synopsis: *Original scientific paper*

SCHÖNBORN, W., 1983. Beziehungen zwischen Produktion, Mortalität und Abundanz terrestrischer Testaceen-Gemeinschaften [Relationships between production, mortality and abundance in testacean (Protozoa) communities in soil]. Pedobiologia **25**, 403—412.

In a mull soil near Jena (GDR, Thuringia) the relationships between production, mortality and abundance of Testacea were investigated. The investigation was carried out with the help of production chambers, which were exposed in the soil. The experiments show four types of production-mortality-abundance-relationships (≙ PMA-Types): **(A)** Optimal type. At a high density, cell divisions come to an end. Hence there is a high abundance, a low production and a relative longevity of individuals. Later, many individuals die. **(B)** Productive type. Production, mortality and abundance are high. **(C)** Retardative type. Production and mortality are still relatively high, but abundance is low. **(D)** Sporadic type. Production and abundance are low. The clones extinguish very quickly.

There are transitions between the four types. Two of the transitional types are described (B—C and C—D).

The mortality essentially determined the PMA-type relationship. The ratio of full to empty shells in the samples (the "state of shells") showed already the type relationship of the species. From type A to C the mortality increased, type C to D especially showed early (precocious) mortality (= the density-independent mortality a short time after the cell division). One of the exogenous causes of the mortality was the community effect. *Trinema enchelys* showed an intraspecific and *Corythion spp.* an interspecific effect. It may be that the high density of microfauna in mull soil, blocks colonization by moder-inhabiting species. There is no knowledge of constancy in the type relationship of species.

The "state of shells" was suitable to indicate changes in the testacean communities of soils.

Key words: Mull soil, Testacea, production, mortality, abundance.